

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 616.995.132

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ ТКАНЕВОЙ НЕМАТОДЫ *Philometroides strelkovi* (Chromadorea: Dracunculoidea) ИЗ ТРЕХ ВИДОВ КАРПОВЫХ РЫБ НА СЕВЕРЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

© 2024 г. К. С. Вайнутис^{a, b, *}, А. Н. Воронова^c, М. Е. Андреев^{c, d}, Н. Е. Зюмченко^d

^aНациональный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения
Российской академии наук, Владивосток, Россия

^bДальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет, Владивосток, Россия

^cТихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии”, Владивосток, Россия

^dДальневосточный Федеральный университет, Владивосток, Россия

*e-mail: vainutisk@gmail.com

Поступила в редакцию 29.08.2023 г.

После доработки 25.02.2024 г.

Принята к публикации 01.03.2024 г.

Представлено переописание паразитической нематоды *Philometroides strelkovi* (Chromadorea: Dracunculoidea) на основе новых морфометрических данных. Отмечены новые хозяева из сем. Карповые (*Rhodeus sericeus*, *Hemiculter leucisculus*, *Hemibarbus labeo*) и местонахождение — Лучегорское водохранилище в бассейне р. Амур (Пожарский р-н Приморского края на юге Дальнего Востока России). Впервые для *Philometroides strelkovi* получены последовательности маркерного гена 18S рРНК. На их основании проведена филогенетическая реконструкция, показана отдельная от сестринского вида *P. moravec* кластеризация *P. strelkovi*, подтвержденная высокой статистической поддержкой в узлах ветвления и размером генетических дистанций 0.11–0.56% между *P. strelkovi* и другими представителями рода, наряду с межродовой дивергенцией в >4%. В свете новых молекулярных данных поднимается вопрос об искусственности родов *Philometroides* и *Philometra*.

Ключевые слова: Philometridae, филометроидоз, карповые, морфология, филогения

DOI: 10.31857/S0320965224050024, **EDN:** XSMXPO

ВВЕДЕНИЕ

Philometroides Yamaguti, 1935 (сем. Philometridae Baylis & Daubney, 1926, отряд Spirurida Chitwood, 1933) — род нематод, половозрелые особи которых паразитируют в тканях и брюшной полости пресноводных и морских рыб на всех пяти континентах. Промежуточными хозяевами филометрид служат копеподы и остракоды (Moravec, 2023). Морфологически филометриды трудно дифференцируемы, а генетические данные доступны для ограниченного числа видов, поэтому по сравнению с другими группами типа Nematoda их систематика остается одной из самых запутанных (Moravec, Buron, 2013; Barton et al., 2022; Ailán-Choke et al., 2023). Более того, исследования этих нематод разрознены по географии, таксонам—хозяевам и отдельным местонахождениям. В роде зарегистрировано 36 валидных видов, из них 13 видов были отмечены в четырех странах Дальнего Востока: *P. anguillae* (Ishii, 1916) Rasheed, 1963

(рыбные фермы в Токио и Тохаси, Япония) (Ishii, 1931), *P. atropi* (Parukhin, 1966) Moravec & Ergens, 1970 (залив Бакбо, Вьетнам) (Парухин, 1966), *P. branchiostegi* Moravec, Nagasawa & Nohara, 2012 (юг Японского моря) (Moravec et al., 2012), *P. cuprini* (Ishii, 1931) Nakajima, 1970 (оз. Ханка, Приморский край) (Белоус, 1965), *P. dogieli* Vismanis & Jukhimenko, 1974 (оз. Болонь, Хабаровский край) (Висманис, Юхименко, 1974), *P. fulvidraconi* Yu, Wu & Wang, 1983 (р. Зея, бассейн р. Амур) (Финогенова, 1971), *P. masu* (Fujita, 1940) Rasheed, 1963 (Хоккайдо, Япония) (Moravec, Nagasawa, 1989), *P. moravec* Vismanis & Yunchis, 1994 (бассейн р. Амур, Приморский край) (Vismanis, Yunchis, 1994; Соколов, Фролов, 2012), *P. pseudaspis* Moravec & Ergens, 1970 (бассейн р. Амур), *P. pseudorasbori* Wang, Yu & Wu, 1995 (район Линьгуй, Китай) (Wang et al., 1995), *P. sanguineus* (Rudolphi, 1819) Rasheed, 1963 (палеарктический регион Евразии) (Moravec, 2006), *P. seriola* (Ishii, 1931) Yamaguti, 1935 (Япония) (Moravec et al., 1998) и *P. strelkovi* Vismanis &

Yunchis, 1994 (оз. Ханка, реки Амур и Мельгуновка) (Vismanis, Yunchis, 1994). Из них виды *P. dogieli*, *P. moravecii*, *P. strelkovi* распространены в реках Амурского бассейна. Кроме того, *P. moravecii* отмечен в бассейне р. Раздольная Приморского края (Ермоленко, 1992, 2004). Половозрелых самцов филометроидесов сложно обнаружить, их локализация весьма вариативна в зависимости от вида (глаза, мускулатура, брюшная полость, плавательный пузырь, плавники), совпадает с таковой самок или вовсе неизвестна. Различную локализацию самок (в мышечной ткани, чешуйных кармашках, межлучевых пространствах плавников или в полости тела рыб) часто используют как видоспецифичный признак (Moravec, 2023). Полный жизненный цикл *P. strelkovi* неизвестен, в качестве типовых окончательных хозяев выступают ханкайские пескари *Squalidus chankaensis* Dybowski, 1872 (Vismanis, Yunchis, 1994; Moravec, 2023).

Цель работы — получить морфометрические и генетические данные и привести наиболее подробное морфологическое описание *Philometroides strelkovi*, собранного у карповых рыб Лучегорского водохранилища на севере Приморского края.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего получено 104 экз. взрослых нематод (самок) из тканей головы рыб — ноздрей, эпителия ротовой полости, жаберных крышек, мышц нижней челюсти. Количество нематод в каждой рыбе-хозяине было следующим: горчак обыкновенный *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776) — 71 экз.; востробрюшка корейская *Hemiculter leucisculus* (Basilewsky, 1855) — 29; конь-губарь *Hemibarbus labeo* (Pallas, 1776) — 4. Для морфологического и молекулярно-генетического анализов пробы фиксировали в 70%-ном (10 экз.) и 96%-ном этаноле (3) соответственно. Зоологические препараты изготавливали по общепринятой методике заключения нематод в глицерин желатин с предварительным просветлением в молочной кислоте (Роскин, Левинсон, 1957), анализировали под световым микроскопом с использованием программного обеспечения CellSens Standard 1.6 software (Olympus, Япония).

Для уточнения эволюционных отношений внутри сем. Philometridae использовали выборку, состоящую из самостоятельно полученных нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК и данных GenBank. Полные нуклеотидные последовательности гена 18S рРНК исследуемых нематод (1859 пн) были амплифицированы с двумя парами праймеров G18s4F+647R и 652F+136R по протоколу (Callejón et al., 2013). Фрагмент гена *cox1* мтДНК амплифицировали с использованием универсальных праймеров LCO1490 и HCO2198 (Folmer et al., 1994). Затем все последовательности расшифровывали методом Сэнгера на автоматическом лазерном секвенаторе ABI 3500 Ge-

netic Analyzer (Thermo Scientific, USA) (на базе Центра коллективного пользования Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН) с использованием BigDye Terminator v. 3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems) (по инструкции производителя) и ряда внутренних праймеров (645R, 648F, 649R, 650F) как описано в работе (Callejón et al., 2013). Последовательности были собраны с использованием Finch TV и MEGA X (Kumar et al., 2018) и депонированы в GenBank под номерами: OR042769—OR042771. Филогенетические реконструкции проводили с использованием непараметрического подхода по Байесу (BI) с запуском в 500 000 генераций. Первые 25% деревьев исключались из анализа (burn-in). Генетические *p*-расстояния (дистанции, *d*) рассчитывали в программе MEGA 7.0 (Kumar et al., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Морфологическое описание *Philometroides strelkovi* Vismanis et Yunchis, 1994 (рис. 1, табл. 1).

Типовой хозяин. Ханкайский пескарь *Squalidus chankaensis* Dybowski, 1872

Новые хозяева. Горчак обыкновенный *Rhodeus sericeus*, востробрюшка корейская *Hemiculter leucisculus*; конь-губарь *Hemibarbus labeo*.

Типовое местонахождение. Озеро Ханка, реки Мельгуновка и Амур, Дальний Восток России.

Новое местонахождение. Лучегорское водохранилище (46°27'43.7"с.ш., 134°18'01.8"в.д.), близ пгт. Лучегорск, Пожарский р-н, север Приморского края, Россия.

Локализация. Под кожным покровом головы, ноздрей, ротовой полости, на жаберных крышках и в мышцах нижней челюсти.

Экстенсивность и средняя интенсивность инвазии. *Rhodeus sericeus* — 37.8%, 2.6 червей на одну зараженную рыбу; *Hemiculter leucisculus* — 46.4%, 2.2 червей на одну зараженную рыбу; *Hemibarbus labeo* — 12.5%, 4 червя на одну зараженную рыбу.

Регистрация в базе данных Zoobank. Номер LSID: urn:lsid:zoobank.org:act:090CBBC3-51B3-4879-8DF1-B20AC977A87D.

Молекулярно-генетические данные. Нуклеотидные последовательности *P. strelkovi* загружены в базу данных NCBI GenBank под следующими номерами доступа: полный ген 18S рРНК — OR042769—OR042771; фрагмент гена *cox1* мтДНК — OR936353—OR936358.

Описание. Зрелые самки (самцы не обнаружены). Тело красно-бурое, с плотной кутикулой. Головной конец закруглен. Сферические папиллы хаотично распределены по все поверхности тела,

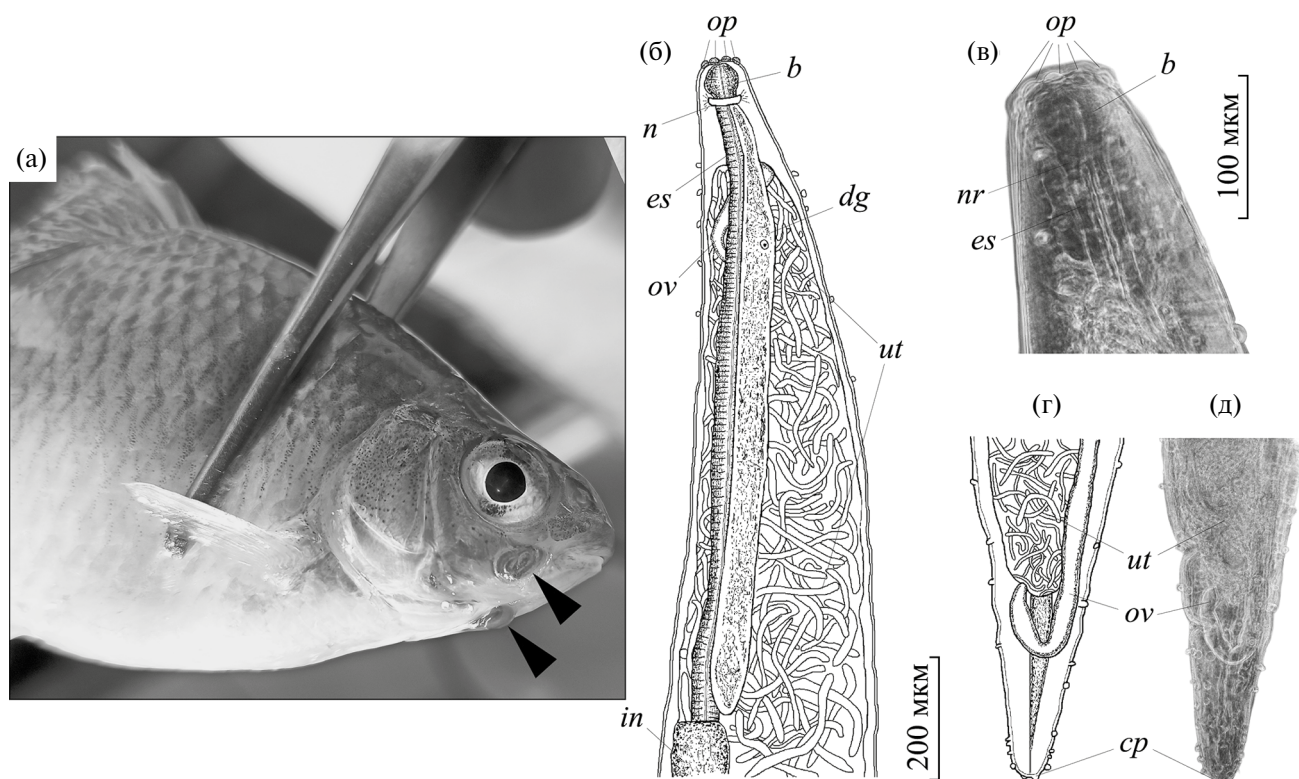


Рис. 1. Обыкновенный горчак, зараженный *P. strelkovi*, локализация нематоды отмечена черными стрелками (а), передняя часть тела самки (б), фотография переднего конца тела самки (в), задний конец тела самки (г); фотография заднего конца тела самки (д): *b* — бульбус, *cp* — клоакальные сосочки, *dg* — дорсальная железа, *es* — пищевод, *in* — кишечник, *n* — нервное кольцо, *op* — ротовые сосочки, *ov* — яичник, *ut* — матка.

0.013–0.019 мм в длину и 0.012–0.017 мм в ширину. Тело расширено, сужается к переднему и заднему концам. Длина тела 9.94–26.06 мм, максимальная ширина 0.42–0.79 мм. На переднем конце тела расположены четыре пары головных папилл, ротовое отверстие терминальное. Хвостовой конец закруглен, с двумя латеральными папиллярными выростами. Нервное кольцо на расстоянии 0.068–0.084 мм от переднего конца тела. Пищевод 1.07–1.31 мм в длину, его передний конец имеет расширение в форме луковицы (бульбус) 0.057–0.06 мм в длину и 0.052–0.064 мм в ширину. Просвет бульбуса трехлучевой. Три передние лопасти бульбуса не выступают за пределы ротового отверстия. Расстояние от переднего конца тела до начала бульбуса 0.008–0.014 мм. Пищеводная железа хорошо развита, веретенообразная, кпереди простирается до нервного кольца и кзади до пищеводно-кишечного перехода, содержит большое ядро, расположенное посередине или слегка смещено кпереди. Желудочек слабо развит. Кишечник прямой, слепо замкнут, заканчивается лигаментом, прикрепленным к стенке у конца тела на расстоянии 0.092–0.187 мм от заднего конца тела. У крупных особей анальное отверстие редуцировано. Два яичника тонкие, образуют петли, расположены у противоположных концов матки. Ширина переднего яичника 0.04–0.046 мм,

заднего — 0.043–0.045 мм. Вульва и влагалище атрофированы. Матка занимает большую часть полости тела, простирается от переднего края пищевода и оканчивается позади лигамента кишечника. У наиболее крупных особей матка обширно заполнена личинками, у мелких особей имеются и яйца, и личинки. Максимальная длина личинок 0.33 мм, максимальная ширина 0.012 мм.

Относится к тканевым паразитам карповых рыб из подсемейств Acheilognathinae, Gobioninae и Xenocypridinae.

Дифференциальный диагноз. По сравнению с другими видами, *P. strelkovi* по взаиморасположению органов наиболее близок к *P. moravecii* Vistanis et Yunchis (1994). При сравнении морфометрических показателей *P. strelkovi* и *P. moravecii* средние значения длины тела *P. strelkovi* из пгт. Лучегорск и экземпляров, собранных Висманисом и Юнхисом (1994), соответствуют минимальным значениям длины тела *P. moravecii*. Размер папилл, бульбуса пищевода и расстояние от переднего конца тела до нервного кольца меньше у *P. strelkovi*. Длина и ширина тела личинок *P. strelkovi* меньше минимальных значений таковых у личинок *P. moravecii*.

Несмотря на широкий круг окончательных хозяев и распространение от Юго-Восточного Ки-

Таблица 1. Морфометрические данные для шести наиболее близких по морфологическому критерию дальневосточных видов рода *Philometroides*

Признак	<i>P. moravesci</i> (по: Соколов, 2013)	<i>P. fulvidraconi</i> (по: Yu et al., 1993)	<i>P. pseudaspis</i> (по: Moravec, Eogens, 1970)	<i>P. ganzhouensis</i> (= <i>P. pseudaspis</i>) (по: Yu, 1998)	<i>P. dogieli</i> (по: Висманис, Юхименко, 1974)	<i>P. strelkovi</i>	
						(по: Vismānis, Yunchis, 1994)	данные авторов
Длина, мм	16.6–68.5	33.50–62.50	54.54–66.91	54–91	10–35	15–22	9.94–26.06
Ширина, мкм	650–880	840–1500	980–1336	861–1230	960 (максимум)	800	420–788
Количество папилл на головном конце	8	8	8	8	6	8	8
Размер папилл, мкм	32–36 × 26–28	–	–	–	–	–	13–19 × 11–17
Длина пищевода, мм	1.23–1.70	1.29–1.93	1.795–1.999	1.917–2.57	1.125–1.344	0.9–1.2	1.07–1.31
“Луковица” пищевода (бульбус), мкм	55–90 × 100–156	70–140 × 70–150	136	59–115	–	–	57–60 × 52–64
Расстояние от переднего края тела до нервного кольца, мкм	150–220	–	285–299	270–486	158–184	150–190	69–85
Личинки							
Длина × ширина, мкм	400–490 × 14	–	367–380 × 15–18	–	314–415	400 × 14	182–328 × 10–12
Окончательный хозяин	<i>Percottus glenii</i>	<i>Tachysurus fulvidraco</i> , <i>T. dumerili</i> , <i>Pseudobagrus longirostris</i>	<i>Pseudaspis leptoccephalus</i> , <i>Leuciscus waleckii</i> , <i>Hemibarbus labeo</i>	<i>Hyporhamphichthys nobilis</i> , <i>Megalobrama terminalis</i> , <i>Sinibrama wui</i> , <i>Hemibarbus maculatus</i> , <i>Pseudobagrus crassilabris</i>	<i>Elopichthys bambusa</i>	<i>Squalidus chankaensis</i>	<i>Rhodeus sericeus</i> , <i>Hemiculter leucisculus</i> , <i>Hemibarbus labeo</i>
Локализация	В кожных покровах головы	Жаберная крышка, глазница (взрослые самки); наружная стенка плавательного пузыря и брюшная полость (самцы и личинки)	Брюшная полость, почки, желчные протоки	Брюшная полость, почки	Грудные, брюшные, анальный и спинной плавники	В кожных покровах головы	В кожных покровах головы

тая до Восточной Монголии, *P. pseudaspis* Moravec & Ergens, 1970 не характеризуется высокой морфологической изменчивостью и сохраняет все диагностические признаки (Moravec, Ergens, 1970; Yu, 1998; Luo et al., 2004). При сравнении морфометрии *P. strelkovi* и *P. pseudaspis*, длина и ширина тела, бульбус пищевода, длина пищевода и расстояние от переднего конца тела до нервного кольца меньше у *P. strelkovi*. Длина и ширина тела личинок *P. strelkovi* соответствует диапазону минимальных значений для личинок *P. pseudaspis*. Тело *P. pseudaspis* целиком покрыто многочисленными неравномерными светлыми наростами, формирующими поперечные линии, в отличие от округлых папилл *P. strelkovi*. Кроме того, *P. pseudaspis* локализуется в брюшной полости и почках рыб-хозяев.

При сравнении морфометрии *P. strelkovi* и *P. fulvidraconi* Yu, Wu & Wang, 1983 длина и ширина тела и бульбус пищевода меньше у *P. strelkovi*. В частности, длина пищевода *P. strelkovi* соответствует минимальным значениям такового у *P. fulvidraconi*. Виды различаются локализацией в организме хозяина: *P. fulvidraconi* — в глазницах, *P. strelkovi* — в кожных покровах различных участков головы.

Другой вид, обнаруженный в бассейне р. Амра, *P. dogieli* Vismanis & Jukhimenko, 1974, не имеет значительных морфометрических отличий от *P. strelkovi*. Значения длины тела, пищевода, нервного кольца и длины личинок перекрываются у обоих видов, исключение — ширина тела, которая больше у *P. dogieli*. Количество головных папилл *P. dogieli* меньше (6), чем у всех сравниваемых выше видов, включая *P. strelkovi* (8). В отличие от *P. strelkovi*, *P. dogieli* паразитирует на плавниках рыб.

Филогения. На филогенетическом древе, реконструированном на основании нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК 48 видов из 11 родов сем. Philometridae (рис. 2), продемонстрировано разделение на две основных клады. Первая клада включает три вида из родов *Alinema*, *Rumai* и *Nilonema*. Вторая клада делится на две подклады: первая представлена 17 видами рода *Philometra* Costa, 1845 и двумя видами *Philometroides* Yamaguti, 1935. На второй подкладе сформировалась политомия из четырех ветвей, одна из которых включает *Digitipilometroides marinus* (Moravec & de Buron, 2009) Moravec & Barton, 2018. Остальные три ветви образованы 25 видами из 7 родов, перемежающихся с видами из рода *Philometra* (14 видов). *Philometroides seriola* (Ishii, 1931) Yamaguti, 1935 (типовой вид) и виды рода *Philometra* (*P. lati* и *P. gymnosardae* Moravec, Lorber & Konečný, 2007) вместе находятся на ветви, разрешение которой статистически не поддерживается (всего лишь 0.53 апостериорной вероятности).

Терминальная ветвь древа сформирована смешанной группой *Philometroides sensu lato*, вклю-

чающей роды *Philometroides* (*P. strelkovi*, *P. ganzhounensis* Yu, 1998, *P. moravec*, *P. branchiostegi*, *P. grandipapillatus*), *Philometra* (*P. diplectri*, *P. aequispiculata*) и *Margolisianum bulbosum* Blaylock & Overstreet, 1999 с высокой статистической поддержкой (1.0 апостериорной вероятности). Ожидаемо, *P. moravec* занял сестринское положение по отношению к политомичной группе *P. strelkovi* + *P. ganzhounensis*. *Philometroides ganzhounensis* Yu, 1998 не разрешился по отношению к *P. strelkovi*, так как у обоих видов фрагмент гена 18S, выбранный для филогенетических реконструкций, идентичен. Значения генетических дистанций, рассчитанные на основе полного гена 18S, между *P. strelkovi* и тремя видами *Philometroides* следующие: *P. ganzhounensis* Yu, 1998 — 0.11%; *P. moravec* — 0.4%; *P. fulvidraconi* — 0.56%. Среднее значение генетических дистанций между самыми крупными по количеству видов родами внутри семейства, а именно *Philometra* и *Philometroides*, составило значимые 4%. Междовые генетические дистанции на основе гена *cox1* мтДНК варьировали от 16.99 до 28.69%. Значения дистанций между *P. strelkovi* и видами родов *Philometra*, *Philometroides* и *Clavineta* находились в диапазоне от 20.12 до 24.62%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

За последние несколько лет опубликованы работы, расширяющие представления о разнообразии представителей сем. Philometridae. Их значительная часть, связанная с генетической характеристикой, филогенетическими реконструкциями и систематикой, проведена европейскими коллегами для филOMETРИД из карповых Австралии, Южной и Северной Америки, Европы (Negreiros et al., 2019; Moravec et al., 2021; Barton et al., 2022; Montes et al., 2022). Для Дальневосточного региона известно несколько работ из России, Кореи и Китая (Yu, 1998; Wu et al., 2005; Seo et al., 2015; Wang et al., 2015; Sokolov et al., 2020) с описанием новых видов или генетической характеристикой уже известных. В частности, одна из них посвящена описанию нового вида *Philometroides ganzhounensis*, для которого позже были получены генетические данные (Wu et al., 2005). Недавно *P. ganzhounensis* и еще один вид из Китая *P. buirurensis* Luo, Chen, Fang, Wang, 2004 из-за идентичной морфологии были сведены в синонимы с *P. pseudaspis* Moravec et Ergens, 1970 (Moravec, 2023). *Philometroides pseudaspis* на древе, опубликованном китайскими коллегами (Wu et al., 2005), не был представлен.

Морфологически черви из карповых рыб, выловленных в Лучегорском водохранилище, относятся к виду *Philometroides strelkovi*, извлеченного Висманисом и Юнхисом (1994) из пескаря *Squalidus chankaensis*. Взаиморасположение органов у самок, локализация в тканях головы хозяина и распространение в бассейне р. Амра не

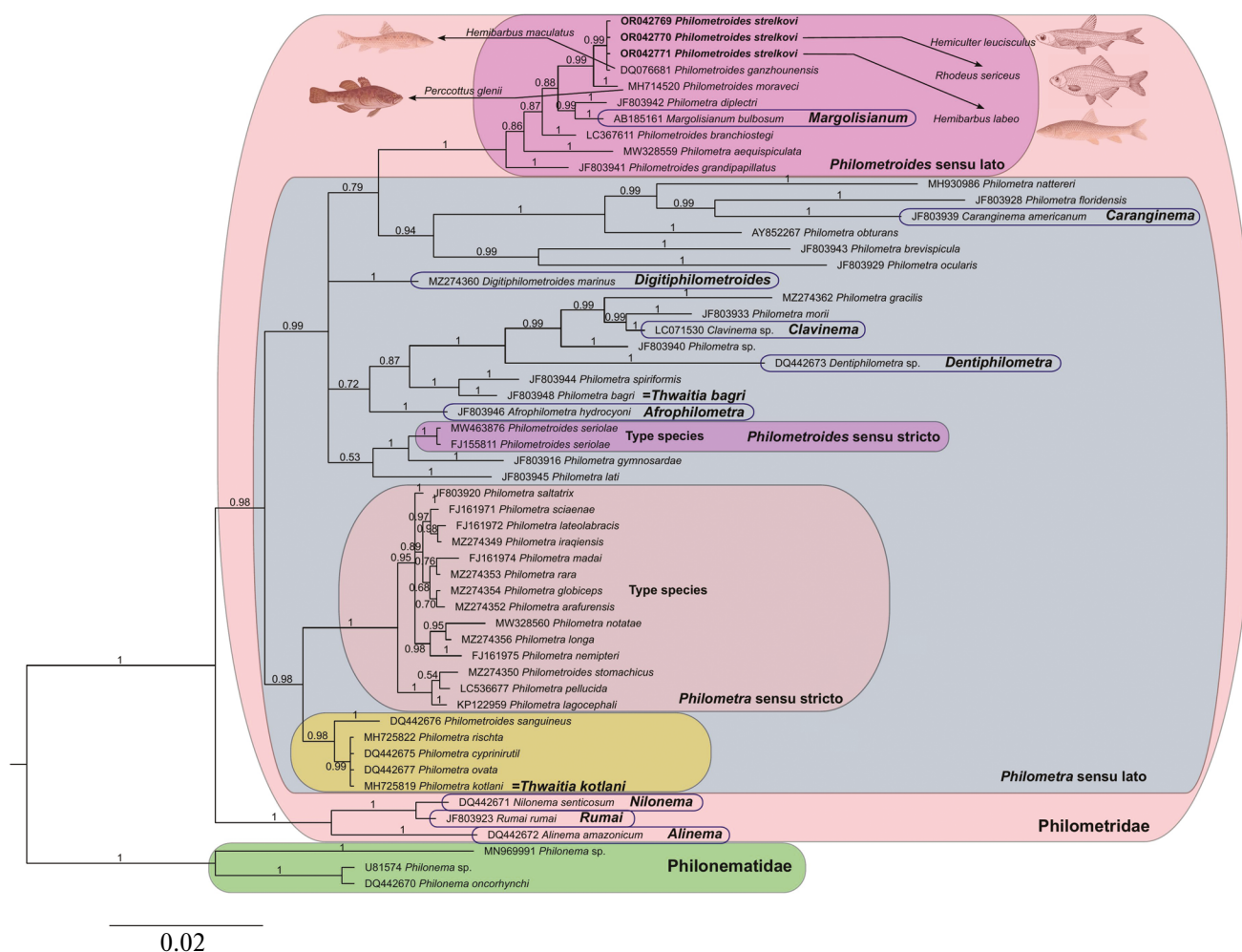


Рис. 2. Филогенетическое древо для представителей сем. Philometridae на основе последовательностей 18S рДНК длиной 1820 пн. Поддержка в узлах — апостериорные вероятности BI. Представлены виды рыб, описанные как новые хозяева для *P. strelkovi* и типовые хозяева *P. pseudaspis* (syn. *P. ganzhounensis*) и *P. moravecii*. Ключевые группы выделены цветом.

полностью, если далее идут различия совпадали с описанными ранее (Vismanis, Yunchis, 1994). В общем, морфометрия исследованных червей соответствует таковой *P. strelkovi*, но наблюдались и отличия по следующим признакам: ширине тела, расстоянию от переднего конца тела до нервного кольца и размеру личинок, который был меньше у червей из Лучегорского водохранилища. Такая фенотипическая изменчивость популяций *P. strelkovi* может быть связана с эволюцией хозяин-специфичности филOMETРИД, паразитирующих у карповых, однако, столь существенных различий между червями из разных рыб-хозяев Лучегорского водохранилища не наблюдали. По-видимому, ведущую роль в появлении изменчивости *P. strelkovi* могла сыграть совокупность средовых факторов локального местообитания.

Значения генетических дистанций по маркеру 18S невелики, но, тем не менее, подтверждают независимость *P. strelkovi*, с учетом того, что для нематод показатели *d* от 0.06% между вида-

ми можно считать значимыми для установления их валидности (Pyziel et al., 2018; Vainutis et al., 2023). В опубликованных источниках диапазоны по дистанциям, рассчитанным с использованием гена *cox1*, для нематод не установлены. Однако, исходя из известных значений для гена *cox2* родов Anisakidae (9.06–17.21%) (Bao et al., 2023), параллелизма и соизмеримой скорости эволюции этих генов, можно предположить, что рассчитанные нами дистанции между *P. strelkovi* и видами *P. sanguineus*, *Clavinema parasiluri* и *Philometra* spp. (20.12–24.62%) соответствуют межродовым.

На основании полученных результатов (рис. 2) встает вопрос об истинном видовом составе родов *Philometroides* и *Philometra*. Из 30-ти видов *Philometra* положение 17 видов в его таксономической системе сомнительно в связи с неструктурированным распределением на филогенетическом древе. Другие 13 видов *Philometra* и *Philometroides stomachicus* сформировали самостоятельную группу. Девять видов из этой

группы паразитируют в гонадах рыб — *Philometra saltatrix*, *P. sciaenae*, *P. lateolabracis*, *P. iraqiensis*, *P. madai*, *P. rara*, *P. globiceps*, *P. arafurensis* и *P. nemipteri*. Подобная кластеризация видов *Philometra*, паразитирующих в гонадах, впервые была отмечена в работе (Cernotikova et al., 2011) (на основе гена 18S рРНК). По данным (Barton et al., 2022), эти виды также входят в состав наиболее крупной клады на филогенетическом древе из 14 видов *Philometra* и *Philometroides stomachicus*, где *Philometra globiceps* — типовой, соответственно, именно данная группа видов может представлять истинный род *Philometra sensu stricto*.

Согласно последней таксономической ревизии (Moravec, 2023), виды *Philometra rischta*, *P. cyprinirutili*, *P. ovata* и *P. kotlani* — подтвержденные представители рода *Philometra*. Следует учитывать, что на представленной нами филогенетической реконструкции *P. sanguineus* с видами *P. rischta*, *P. cyprinirutili*, *P. ovata* и *P. kotlani* имеют единый предковый узел и формируют группу, родственную группе *Philometra sensu stricto*. Несмотря на различия по локализации самцов и самок между пятью видами (*P. sanguineus*, *P. rischta*, *P. cyprinirutili*, *P. ovata* и *P. kotlani*), у них общее паразитирование неоплодотворенных самок под серозной оболочкой задней части плавательного пузыря. Более того, локализация и хозяева *P. rischta* соответствуют таковым для многих видов из рода *Philometroides* — подкожные ткани, жаберная крышка карповых рыб, а также этот паразит может быть обнаружен в хвостовом плавнике, как и *P. sanguineus*. На филогенетическом древе Бартона и соавт. (Barton et al., 2022), реконструированном на основе гена 18S рРНК, виды *P. sanguineus*, *P. rischta*, *P. cyprinirutili*, *P. ovata* и *P. kotlani* также кластеризуются вместе, из них *P. kotlani* и *P. rischta* ранее рассматривали в роде *Thwaitia* (Molnár, 1969; Wierzbicka, 1977; Boni et al., 1989). Кроме *P. kotlani*, генетические данные предоставлены для *Thwaitia bagri* (= *Philometra bagri*) (Cernotíková et al., 2011), которая расположилась на отдельной от *Philometra sensu stricto* подкладе. Не исключено, что при добавлении в анализ генетических данных для других представителей *Thwaitia* (типовой вид *T. balistii*, *T. macroandri*, *T. macronesi*), ныне перенесенных в род *Philometra*, встанет необходимость восстановления этого рода.

Аналогично должен быть пересмотрен статус рода *Margolisianum*, который занял положение внутри группы *Philometroides sensu lato*. Авторы (Moravec, Van As, 2001) синонимизировали *Margolisianum* с родом *Philometroides*, основываясь на морфологическом критерии, однако позже (Moravec, de Buron, 2006) перевели этот род в статус *genus inquirendum*. Вероятно, группа *Philometroides sensu lato* представляет отдельный род в системе сем. *Philometridae* при условии, что типовой вид *Philometroides seriola* имеет обособленное

положение (*Philometroides sensu stricto*) по отношению к вышеуказанной группе. Учитывая этот факт, наиболее верным было бы перенести виды терминальной ветви в род *Margolisianum*. На данный момент мы оставляем данную группу с названием *Philometroides sensu lato*, отталкиваясь от последней принятой системы (Moravec, 2023). Дальнейшие таксономические перестановки в сем. *Philometridae* должны быть проведены с обязательным использованием интегративного подхода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основываясь на морфологической идентичности и локализации в тканях хозяина, обнаруженные в Лучегорском водохранилище у карповых рыб нематоды были отнесены к впервые описанному в работе (Vismanis, Yunchis, 1994) виду *Philometroides strelkovi* из ханкайских песчарей, выловленных в водоемах Амурского бассейна. Дополнено предыдущее описание этого вида новыми морфометрическими данными: размеры расширения пищевода (бульбуса) и сосочков на переднем и заднем концах тела, морфология отдельных структур пищевода. Отмечено паразитирование *Philometroides strelkovi* в ранее неизвестных окончательных хозяевах из сем. Карповые: корейская востробрюшка *Hemiculter leucisculus*, конь-губарь *Hemibarbus labeo* и обыкновенный горчак *Rhodeus sericeus*. Получены генетические данные для *P. strelkovi*, подтверждающие его валидность. Полифилия, демонстрируемая на молекулярной филогении, свидетельствует об искусственности родов *Philometroides* и *Philometra* и указывает на необходимость переоценки их родового диагноза в будущем. Необходимо провести пересмотр морфологических признаков родов *Philometroides* и *Philometra* вкупе с использованием сравнительно-эволюционных методик, без которых будет сложно преодолеть противоречия и трудности, возникающие при изучении происхождения, путей развития и эволюции паразитических организмов и их хозяев.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны профессору В.С. Ли (Кафедра паразитологии рыб, Центр изучения биологии рыб и биотехнологии рыболовства, Институт гидробиологии, Китайская академия наук) и профессору Ф. Моравцу (Лаборатория гельминтологии, Институт паразитологии, Биологический центр Чешской академии наук) за предоставление оригинальных описаний *P. ganzhounensis* и *P. strelkovi* соответственно.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственного задания Минобрнауки РФ (тема № 124021900011-9 “Биоразнообразие Мирового

океана: таксономия и эволюция, репродуктивная биология, биогеография и биоинвазии”). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоус Е.В. 1965. Нематоды пресноводных рыб Приморского края // Паразитические черви домашних и диких животных. Владивосток: ДВФ СО АН СССР. С. 48.
- Висманис К.О., Юхименко С.С. 1974. О морфологии *Philometroides dogieli* sp. n. (Nematoda, Philometridae) из плавников желтощека // Паразитология. Т. 8. № 1. С. 53.
- Ермоленко А.В. 1992. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. Владивосток: ДВО РАН.
- Ермоленко А.В. 2004. Фауна паразитов головешки ротана *Perccottus glenii* (Eleotridae) Приморского края // Паразитология. Т. 38. С. 251.
- Парухин А.М. 1966. *Pseudophilometroides atropi* gen. et sp. n. — новая нематода семейства Dracunculidae Leiper, 1912 // Зоол. журн. Т. 45. С. 766.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. 1957. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука.
- Соколов С.Г. 2013. Переописание паразитической нематоды *Philometroides moravec*i (Dracunculoidea, Philometridae) // Зоол. журн. Т. 92. № 7. С. 866. <https://doi.org/10.7868/S004451341307012X>
- Соколов С.Г., Фролов Е.В. 2012. Разнообразие паразитов ротана (*Perccottus glenii*, Osteichthyes, Odontobutidae) в границах нативного ареала // Зоол. журн. Т. 91. № 1. С. 17.
- Финогенова С.П. 1971. Круглые черви рыб бассейна Амура // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 25. С. 140.
- Ailán-Choke L.G., Paschoal F., Couto J.V., Pereira F.B. 2023. On the evolutionary history of philometridae (nematoda: dracunculoidea): integrative taxonomy reveals evidence of character diversification and host-parasite cophylogenetic patterns // Diversity. V. 15(6). P. 763. <https://doi.org/10.3390/d15060763>
- Bao M., Giulietti L., Levens A., Karlsbakk E. 2023. Resurrection of genus *Phocanema* Myers, 1959, as a genus independent from *Pseudoterranova* Mozgovoi, 1953, for nematode species (Anisakidae) parasitic in pinnipeds and cetaceans, respectively // Parasitol. Int. V. 97. P. 102794. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2023.102794>
- Barton D.P., Moravec F., Zhu X., Shamsi S. 2022. Phylogenetic relationships of philometrid nematodes (Philometridae Baylis & Daubney, 1926) inferred from 18S rRNA, with molecular characterisation of recently described species // Parasitol. Res. V. 121(1). P. 127. <https://doi.org/10.1007/s00436-021-07373-8>
- Boni P., Zanardi G., Orecchia P. et al. 1989. Paraqssitosi da *Thwaitia rischta* in alborelle (*Alburnus alburnus*) del lago d'Idro // Selez. Veter. V. 30. P. 1477.
- Callejon R., Nadler S., Rojas M. et al. 2013. Molecular characterization and phylogeny of whipworm nematodes inferred from DNA sequences of *cox1* mtDNA and 18S rDNA // Parasitol. Res. V. 112(11). P. 3933. <https://doi.org/10.1007/s00436-013-3584-z>
- Cernotíková E., Horák A., Moravec F. 2011. Phylogenetic relationships of some spirurine nematodes (Nematoda: Chromadorea: Rhabditida: Spirurina) parasitic in fishes inferred from SSU rRNA gene sequences // Folia Parasitol. V. 58(2). P. 135.
- Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // Mol. Mar. Biol. and Biotechnol. V. 3. P. 294. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013102>
- Ishii S. 1931. Parasites of fishes of Japan. Tokyo: Iwanami Publ. Comp.
- Kumar S., Stecher G., Li M. et al. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms // Mol. Biol. and Evol. V. 35(6). P. 1547. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Luo D., Chen X., Fang W., Wang G. 2004. *Philometroides buirurensis* n. sp. (Nematoda: Philometridae) from cyprinid fishes in the Buir Nur Lake on the border of China and Mongolia // J. Parasitol. V. 90(4). P. 813. <http://www.jstor.org/stable/3286331>
- Molnár K. 1969. Morphology and development of *Thwaitia kotlani* sp. n. (Philometridae, Nematoda) // Acta Vet. Acad. Sci. Hung. V. 19. P. 137.
- Montes M.M., Acosta Albarracin M., Barneche J. et al. 2022. Molecular phylogenetic relationship between *Philometroides tahieli* (Nematoda, Philometridae) and other philometrids from South America // Parasitol. Res. V. 121(11). P. 3091. <https://doi.org/10.1007/s00436-022-07652-y>
- Moravec F. 2006. Dracunculoid and anguillicoloid nematodes parasitic in vertebrates. Prague: Academia.
- Moravec F. 2023. Philometrid nematodes parasitic in fishes. Academia Praha.
- Moravec F., de Buron I. 2006. Two new species of philometrid nematodes (Nematoda: Philometridae) from the southern flounder *Paralichthys lethostigma* in the estuaries of South Carolina, USA // Folia Parasitol. V. 53(2). P. 139. <https://doi.org/10.14411/fp.2006.018>
- Moravec F., Ergens R. 1970. Nematodes from fishes and cyclostomes of Mongolia // Folia Parasitol. V. 17(3). P. 217.
- Moravec F., Nagasawa K. 1989. Three species of philometrid nematodes from fishes in Japan // Folia Parasitol. V. 36(2). P. 143.
- Moravec F., Nagasawa K., Ogawa K. 1998. Observations on five species of philometrid nematodes from marine fishes in Japan // Syst. Parasitol. V. 40. P. 67. <https://doi.org/10.1023/A:1005976012723>
- Moravec F., Nagasawa K., Nohara K. 2012. Two species of philometrid nematodes (Philometridae) from marine fishes off Japan, including *Philometroides branchiostegi* sp. n. from *Branchiostegus japonicus* (Malacanthidae) // Folia Parasitol. V. 59(1). P. 71. <https://doi.org/10.14411/fp.2012.011>
- Moravec F., de Buron I.A. 2013. Synthesis of our current knowledge of philometrid nematodes, a group of in-

- creasingly important fish parasites // *Folia Parasitol.* V. 60(2). P. 81.
<https://doi.org/10.14411/fp.2013.010>
- Moravec F., Bakenhaster M.D., Seyoum S., Tringali M.D. 2021. Morphological and genetic description of two new species of philometrid nematodes (Philometridae) parasitic in needlefishes (Belontiidae) from estuaries of Florida, USA // *Folia Parasitol.* V. 68. P. 008.
<https://doi.org/10.14411/fp.2021.008>
- Moravec F., Van As J.G. 2001. *Philometroides africanus* sp. n. (Nematoda: Philometridae), a new tissue parasite of the African pike *Hepsetus odoe* (Pisces) in Botswana // *Folia Parasitol.* V. 48. Is. 2. P. 127.
<https://doi.org/10.14411/fp.2001.019>
- Negreiros L.P., Tavares-Dias M., Elisei C. et al. 2019. First description of the male of *Philometroides acreanensis* and phylogenetic assessment of Philometridae (Nematoda: Dracunculoidea) suggest instability of some taxa // *Parasitol. Int.* V. 69. P. 30.
<https://doi.org/10.1016/j.parint.2018.10.010>
- Pyziel A.M., Dolka I., Werszko J. et al. 2018. Pathological lesions in the lungs of red deer *Cervus elaphus* (L.) induced by a newly-described *Dictyocaulus cervi* (Nematoda: Trichostrongyloidea) // *Vet. Parasitol.* V. 261. P. 22.
<https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2018.08.003>
- Seo H.-G., Seo J.S., Ryu M.K. et al. 2015. Molecular identification and development of a PCR assay for the detection of a philometrid nematode in Rockfish *Sebastes schlegelii* // *Korean J. Fish and Aquat. Sci.* V. 48(5). P. 731.
<https://doi.org/10.5657/KFAS.2015.0731>
- Sokolov S.G., Kalmykov A.P., Malysheva S.V. 2020. Phylogeny of dracunculoid nematodes (Chromadorea: Rhabditida: Spirurina: Dracunculoidea) from some Eurasian freshwater fishes // *Zootaxa.* V. 4858(4). zootaxa.4858.4.3.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4858.4.3>
- Vainutis K.S., Voronova A.N., Andreev M.E. et al. 2023. Morphological and molecular description of *Dictyocaulus xanthopygus* sp. nov. (Nematoda: Trichostrongyloidea) from the Manchurian wapiti *Cervus elaphus xanthopygus* // *Syst. Parasitol.*
<https://doi.org/10.1007/s11230-023-10105-4>
- Vismanis K., Yunchis O. 1994. Two new fish nematode species of the genus *Philometroides* (Nematoda, Philometridae), found in Lake Khanka and the River Amur, Russia // *Proc. Latv. Acad. Sci. Section B.* № 5/6 (562/563). P. 113.
- Wang D., Yu Y., Wu H. 1995. Studies on the philometroidosis of grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) // *Trans. Res. Fish Dis.* V. 2. P. 121.
- Wang S.-X., Li L., Zhang L. -P. 2015. Redescription and genetic characterization of *Philometra lagocephali* Moravec et Justine 2008 (Nematoda: Philometridae) from *Lagocephalus lunaris* (Bloch and Schneider) (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) in the South China Sea // *Acta Parasitol.* V. 60(3). P. 395.
<https://doi.org/10.1515/ap-2015-0055>
- Wierzbicka J. 1977. An attempt to explain affinities between *Blicca bjoerkna* (L.), *Abramis brama* (L.), and *A. ballerus* (L.) on the grounds of their parasitic fauna // *Acta Ichthyologica et Piscatoria.* V. 7(1). P. 3.
<https://doi.org/10.3750/AIP1977.07.1.01>
- Wu S.-G., Wang G.-T., Li W.-X., Nie P. 2005. A preliminary study on phylogeny of nine species of philometrids in China // *Acta Hydrobiol. Sin.* V. 29(5). P. 571.
- Yu Y. 1998. *Philometroides ganzhounensis* n.sp. (Nematoda: Philometridae), with a note on the philometroidosis of fish // *Acta Hydrobiol. Sin.* V. 22. P. 77.
- Yu Y., Wu H.S., Wang G.T. 1993. Note on *Philometroides fulvidraconi* sp. nov. // *Transactions of Researches on Fish Diseases.* Department of Fish Diseases, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Ocean Press, Beijing. P. 112.

Morphological and Molecular Identification of Tissue Nematode *Philometroides Strelkovi* (Chromadorea: Dracunculoidea) from Three Cyprinid Species in the North of Primorsky Region

K. S. Vainutis^{a, b, *}, A. N. Voronova^c, M. E. Andreev^{c, d}, N. E. Zyumchenko^d

^aZhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, 17 Palchevskogo Street, Russian Federation

^bThe Far Eastern State Technical Fisheries University (FESTFU), 52B Lugovaya Street, Vladivostok 690087, Russian Federation

^cPacific branch of the Federal State Budget Scientific Institution "Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography", 4 Alley Shevchenko, Vladivostok 690091, Russian Federation

^dFar Eastern Federal University, 10 Ajax Bay, Russky Island, Vladivostok 690922, Russian Federation

*e-mail: vainutisk@gmail.com

The paper presents a redescription of the parasitic nematode *Philometroides strelkovi* (Chromadorea: Dracunculoidea) based on the new morphometric data. New hosts from the Cyprinidae family (*Rhodeus sericeus*, *Hemiculter leucisculus*, *Hemibarbus labeo*) and locality – the Luchegorsk reservoir belonging to the Amur River basin (Pozharsky district of Primorsky Krai in the south of the Russian Far East) have been described. For the first time, sequences of the 18S rRNA marker gene have been obtained for *P. strelkovi*. On the basis of genetic data, we performed phylogenetic reconstruction and showed the clustering of *P. strelkovi*, separate from the sister species *P. moraveci*, confirmed by high statistical support at branching nodes and the size of genetic distances — 0.11–0.56% between *P. strelkovi* and other representatives of the genus, along with intergeneric divergence of >4%. In the light of new molecular data, the question of the artificiality of the genera *Philometroides* and *Philometra* is raised.

Keywords: Philometridae, philometroidosis, Cyprinidae, morphology, phylogeny